动物王朝

自然选择下的群体智慧

冉浩 著



ANIMAL GROUPS

中信出版集团

版权信息

书名:动物王朝

作者:冉浩

出版时间：2020-01-01

ISBN:9787521710717

中信出版集团制作发行

序言

作为社会生物学研究大军中的小小一员，我的主要研究对象是真社会性昆虫，特别是蚂蚁，但我对整个动物界的社会性行为都抱有广泛的兴趣。不对，我感觉我可能对所有与动物有关的事情都很感兴趣。这应该还有一些特殊的感情在里面，作为家中的独子，孤单的我几乎是在动物的陪伴下长大的。所以，只要是与动物有关的事情，我都愿意做一点儿，比如我会和朋友一起做古生物学的研究，也愿意把我所知道的事情分享出来。这其中还有另外一个原因，那就是曾经有一本科普杂志帮学生时代的我避免了在关键的时候跑偏，当然，那是另一个故事了。也正因如此，我认定，将正确的知识与人分享，是一件相当重要的事情。

很久以前，我就希望能够写一本关于动物的社会性的书，这个想法甚至在我写第一本独著《蚂蚁之美》的时候就有了。当时的想法是，先全力写一本关于蚂蚁的书，然后积淀一下，再写一本关于动物的社会性的书，让它成为我的下一本代表作。承蒙读者厚爱，《蚂蚁之美》的表现还不错，得到了比较广泛的认可。现在，我觉得是时候来完成这第二本书了。当我把想法与中信出版社的刘小鸥编辑说了以后，后者几乎立刻就应承了下来，《动物王朝》的书名也是在她的帮助下敲定的。这份信任，亦让我倍感压力。

最终，经过反复琢磨与商讨，这本书敲定了基本思路。在第一部分里，我会先进行概括性的介绍，阐述动物为什么会生活在一起，这些生活会以什么样的形式呈现，又会带来什么样的生存优势与劣势，以及在群体生活的前提下，生物又是如何发生演化的。第二部分则选取一些具有代表性的动物类群来介绍它们的社会性，同时，我将在这

一部分深化主题，引出更多的生物学概念，同时对动物的社会性做出进一步的分析和解读，并最终构建出理论体系。

说实在的，写作这本书是有一点儿挑战的，哪怕对我这个比较熟悉动物的人来说，也是如此，因为生物的多样性实在太丰富了，生物演化的过程和关系也太丰富了。而这本书又需要对整个动物界在宏观上有整体的把握，毕竟，我可不想把它写成一本不入流的书！所以，从准备阶段开始，我就几乎完全淹没在文献的海洋中。有很要好的朋友笑我自讨苦吃，但我觉得，这样做还是有意义的。

最终，这本投入了很多心血的书成稿了，那一刻真的如释重负。事实上，在写书的过程中，我也实现了自我的升华，让自己对生物的社会性演化有了进一步的认识，这些认识，也都反映在了这本书中。在这本书中，我以一种近乎偏执的态度保留了很多术语的英文名和多数物种的拉丁语学名，以便读者能够按图索骥，进一步去查阅自己感兴趣的内容。同时，我也竭尽全力地避免使用过于生涩的术语，并尽可能不让那些生物学概念看起来太过教条。

但是也必须承认，即使已经相当努力，这本书仍有遗憾。一方面，限于篇幅，有很多很有趣的类群或现象并未有机会包括进来，比如聚群的蜘蛛、社会性的蚜虫等，而一些类群，只能选择其中的一个方面进行介绍，比如白蚁，在书中主要介绍了它们的巢穴；另一方面，限于我对某些类群的了解不够深入或缺乏足够的实践体验，一些论述有可能并不准确。还有一个问题是，由于在不同动物研究领域的学者的用词习惯不同，相似的情况往往会有不同的术语，如蚂蚁中的“婚飞”行为，在白蚁中的类似活动更多地被称为“分飞”，这些术语我尽可能进行说明或统一，但难免仍有遗漏。此外，这本书可能还存在一些其他问题。以上这些，希望读者朋友多多包涵，不吝指正，如能再版，我将尽可能地修正。

关于这本书的出版，我首先要感谢中信出版社的大力支持，以及各位工作人员的辛勤工作。其次，我要特别感谢哥本哈根大学的张国

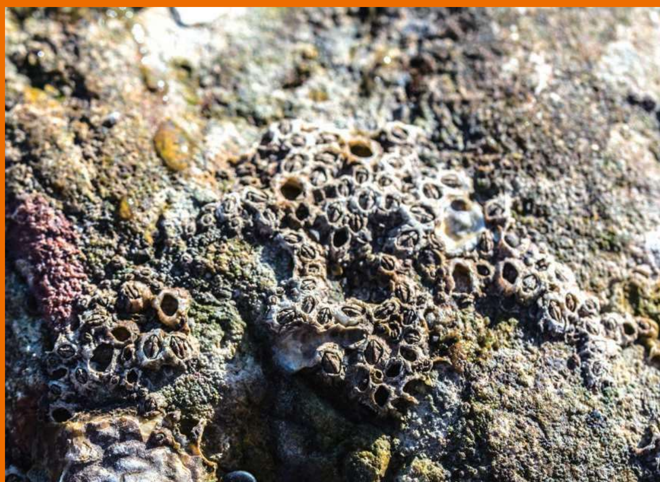
捷教授、中国地质大学（北京）的邢立达副教授、中山大学的刘阳副教授、国家动物博物馆的张劲硕高级工程师和《博物》杂志社的张辰亮老师通读并为本书写了推荐语。特别是张辰亮老师，还在百忙之中为本书大量捉虫。我也要感谢广东省生物资源应用研究所的张礼标教授、广西大桂山鳄蜥国家级自然保护区管理局的罗树毅老师、广东自然生态摄影师刘彦鸣先生、山东农业大学的叶峥嵘先生等好友，以及所有给予本书支持和帮助的朋友，没有他们的付出，这本书就无法达到现在的程度。有关这本书中的配图，我自己和朋友绘制或拍摄了一部分，另一部分来自CC协议（知识共享许可协议）的授权，这些都在图注中进行了来源标注。此外，还有相当一部分来自图虫创意图库的授权，它们由很多未署名的摄影师拍摄，未能标注，在此也向他们一并表示谢意。

最后，希望这本书能给您带来愉快的阅读经历，并让您最终有所收获，那是我非常期待的事情。

冉浩
2019年7月3日

第一部分

聚群而栖



退潮后，岩石上露出的藤壶“村落”
图片来源：冉浩摄

因而聚群

我捏着一只花蛤（*Ruditapes philippinarum*），这是一种再常见不过的贝类，在它小小的贝壳上聚集着好几个比纽扣还要小的藤壶。我端详许久，随后把这个微小的动物组合放回了海水里。在自然界，藤壶要经常面临退潮的威胁，它们已经适应了这种生活状态，在离开海水以后，还能够坚持存活很久。回到海水里后，很快它们就活跃了起来，藤壶打开盖子，伸出一些细小的蔓足，这些蔓足就像一些带毛的触角，开始滤食水中的有机质。

很多时候，藤壶是不讨喜的动物，它们会吸附在各种东西上。在海滩，它们吸附在岩石上，会硌脚；在船底，它们增加船的阻力；在动物的身上，它们就像膏药一样，怎么也弄不掉……好在，藤壶的味道还算不错。这些小生物可以产生强力的胶质，将自己牢牢吸附在目标上，你得用刀子才能把这些美食撬下来。事实上，幼年时期的藤壶是可以运动漂泊的。但是，经过变态发育以后，它们产生了厚重的铠甲，同时也把自己固着在一处，不再移动。有趣的是，你会发现它们总是倾向于聚集成一小丛，这是因为它们能散发出化学信息，召集同伴。



带有藤壶的花蛤
图片来源：冉浩摄

藤壶为什么要这样做？既然它们可以在海水中滤食有机物，若是彼此更分散一些，岂不是能独享更大的区域，获得更多的食物吗？为什么即使身处在同一片小贝壳上，它们还要尽可能地挤在一起？

藤壶是雌雄同体的动物，理论上说，它们可以用自己的精子给自己的卵子授精，然后产下后代。然而，这种情况非常少见。常见的情况是，它们会用自己的雄性生殖器官给旁边藤壶的雌性生殖器官授精，同时用自己的雌性生殖器官接受来自其他藤壶的精子。藤壶不能移动，因此，它们拥有动物界中相对身体比例来说，极可能是最大的雄性生殖器，以便伸出来找到附近的藤壶。从这个意义上来讲，至少要有两个藤壶，还要靠得足够近，才能完成这种互相受精的过程。如果在附近找不到其他同类，藤壶也可以把精子直接射入水中，期待这些精子能够被其他藤壶捕获。然而，自然选择显然并不鼓励后一种生殖方式，它相当浪费精子，繁殖力低下，经过若干代后，这样的藤壶很可能断子绝孙。而彼此在一起生活的藤壶，则能产生足够多的后代，并会将这一传统延续下去。群居的藤壶，也许就是这样形成的。

仔细看看周围，我们会发现很多聚群的动物：地上爬行着成群的蚂蚁队伍，枝条上密布着蚜虫，一群麻雀飞过头顶，远处的池塘里还有成群的游鱼……有些动物也许只是临时凑到一起，形成了简单的群体；但有些彼此之间存在着稳定的关系，比如亲缘关系，并由此形成了关系更为复杂的家庭、家族，甚至社会。事实上，多数动物至少会在生命的某一个阶段与其他同类，甚至是异类，聚集成小群。当然，它们也因此得到益处，或是寻求保护，或是分享资源，或是交配繁殖，等等。自然选择会推动动物走到一起，在适当的时候，也促使它们彼此分离。聚而成群，已经成了动物最基本的生活方式之一。



著名的“沙丁鱼风暴”，它既是壮美的海洋奇观，也是沙丁鱼对抗捕食者的银色闪光

集体的坚盾

有序的鱼群

在碧绿的水潭边，我正在发愁。在靠近水潭边缘的浅水区，可以看到水里有很多针尖大小的小鱼。大概在全中国任何一个大点儿的水坑里都能看到这种小鱼，它的名字相当朴实，叫“䱗”（*Hemiculter leucisculus*）——这就是它的中文正式名，与“餐”同音也足以说明它在人们心中的地位。它是菜市场最常见的白色小鱼之一，体长大约10厘米，炸酥后相当好吃，俗名叫白条。还有一种和它长相比较相近的油䱗（*Hemiculter bleekeri*），也叫油鱼，同样有白条的俗名，摸起来身上油乎乎的，但我觉得味道更好一点儿。

我眼前这些䱗只有1厘米左右，比针尖略大，离长大还差得远。那些大一点儿的个体应该在更深的水域游荡。这些微小的动物正在成群地游动。我想用水瓶抓一些，然而这相当困难。当我把水瓶没入鱼群密集的地方时，顷刻之间，这些鱼儿就逃离了危险区域，没有一条会慌乱地撞进我的瓶子里。

当然，作为一个熟悉动物的家伙，我不大可能铩羽而归。毕竟，几岁大的女儿正在后头的树荫下面眼巴巴地等着呢。我只好把水瓶半潜入水中，然后一动不动地等待着靠近的小鱼，一旦小鱼靠近了瓶口，我就立刻下压瓶口，借助涌入的水流把小鱼冲到了瓶子里。然后，我倒掉多余的水，连水带小鱼装进小水桶里，交给兴高采烈的女儿看管。通常，在采集活的小动物时，尽量不要用手去触碰它们，这样很容易伤到它们。特别是这些动物还特别小的时候，轻轻碰一下很可能就会造成严重的内伤。如果你是用渔网捞到的，正确的做法是把

网翻过来，轻轻抖动，让鱼自然落入水桶中。当然，前提条件是，你不能捕捉受保护的鱼类。

忙了很久，最终，我捕到了二三十条小鱼，加在一起也不够小半勺。在小水桶里，它们再次组成了小鱼群，围绕着水桶的内壁游动。鱼类的成群游动能够体现出一些优越性，当鱼以相同的速度和方向前进时，它们能利用相互间产生的涡流来减小受到的摩擦力。理论计算显示，集群行动所受到的摩擦力大约只有单独行动的1/5，这可节省了不少能量。

在把它们放生之前，我们要好好观察一下，看看它们是如何运动的。我的第一感觉是，整个鱼群带有一种有秩序的美感。相同的方向，均匀的速度，并且互不冲撞。这样的群体是怎样组织起来的呢?

在当代，有一种特别的算法，叫作“人工鱼群算法”。这是一种通过计算机来模拟鱼群的行为，然后实现对系统的运算和资源调配的优化的算法。这个算法归纳出了聚集形成鱼群的三个规则：第一个叫分隔规则，就是每条鱼之间存在一个最小距离，防止它们过于接近；第二个叫对准规则，就是后面一条鱼对准前面一条鱼的方向，因此得以复制前面一条鱼的游动路线；第三个叫内敛规则，就是鱼要尽可能贴近周围鱼的中心。遵循这三个规则，它们就可以互不拥挤地聚群游动了。

不过，事情还会再复杂一点儿。至少，我们还要搞清楚鱼群前进的方向是怎么确定的。很多时候，鱼群运动的方向并不是随机产生的，而是具有一定的目标性。对巡视浅水的鲦来说，群体中较大的个体就是很好的领导，它们游动的速度快、耐力好，更容易游到队伍的前面。其他鱼只要跟住就行。显然，游在最前面的鱼是有风险的，它可能首先遇到危险。但是，回报也是丰厚的，它将首先发现食物，享有吃第一口的权利。

另一些鱼的情况会更加复杂，比如金枪鱼。如果把鱼看成是车，那金枪鱼就是其中的跑车——动力强劲、线条流畅、为速度而生。它

们鱼雷般的体形在水中具有足够的冲击力，而强健的肌肉能够确保它们高效的运动。它们的肌肉确实特殊，在“吃货”眼中，新鲜的金枪鱼片应该是红色的，因为里面蕴含着丰富的毛细血管网，这代表着肌肉强大的运动能力。正因为如此，金枪鱼剧烈运动所产生的能量使它们的体温要高于海水温度，有了一点儿温血动物的感觉。目前，已知至少有13种金枪鱼是部分温血的，占了金枪鱼的绝大多数。较高的体温反过来也可以支持金枪鱼以一种极高的速度游动，以黄鳍金枪鱼（*Thunnus albacares*）为例，其游动速度可以高达每小时75千米。

这些可以生长到超过3米、重数百千克的游泳健将一辈子都在游泳，从没有休息过，否则很可能会被憋死……这种奇葩的特性和某些鲨鱼很像，金枪鱼不能主动将水抽入鳃里，它们必须张着嘴，通过游动，让水从口中流入，然后再流过鳃，这是一种“撞击式呼吸”。巨大的能量消耗使得金枪鱼必须吃下大量的食物，一餐就要吃下相当于体重18%的食物。鱼、乌贼、虾蟹之类的海洋生物都是它们的食物。由于体温高，金枪鱼反应迅速，是海洋中的强大掠食者。

金枪鱼群因其长距离的游动而被称为“全球性鱼类”，虽然夸张，但也说明了其活动范围之广。如一些金枪鱼在墨西哥湾出生，然后横穿整个大西洋，到欧洲海岸进食，之后再返回墨西哥湾进行生殖。但问题是，金枪鱼是如何完成如此长距离的迁徙而不迷路的呢?

2014年，德卢卡（G. De Luca）等人通过构建理论模型对这种现象进行了解释。他们的模拟结果显示，一小部分“有知识”的群体成员可能发挥了关键性作用，当从迁徙的鱼群模型中剔除掉这些鱼时，群体马上就会发生混乱。



蓝鳍金枪鱼

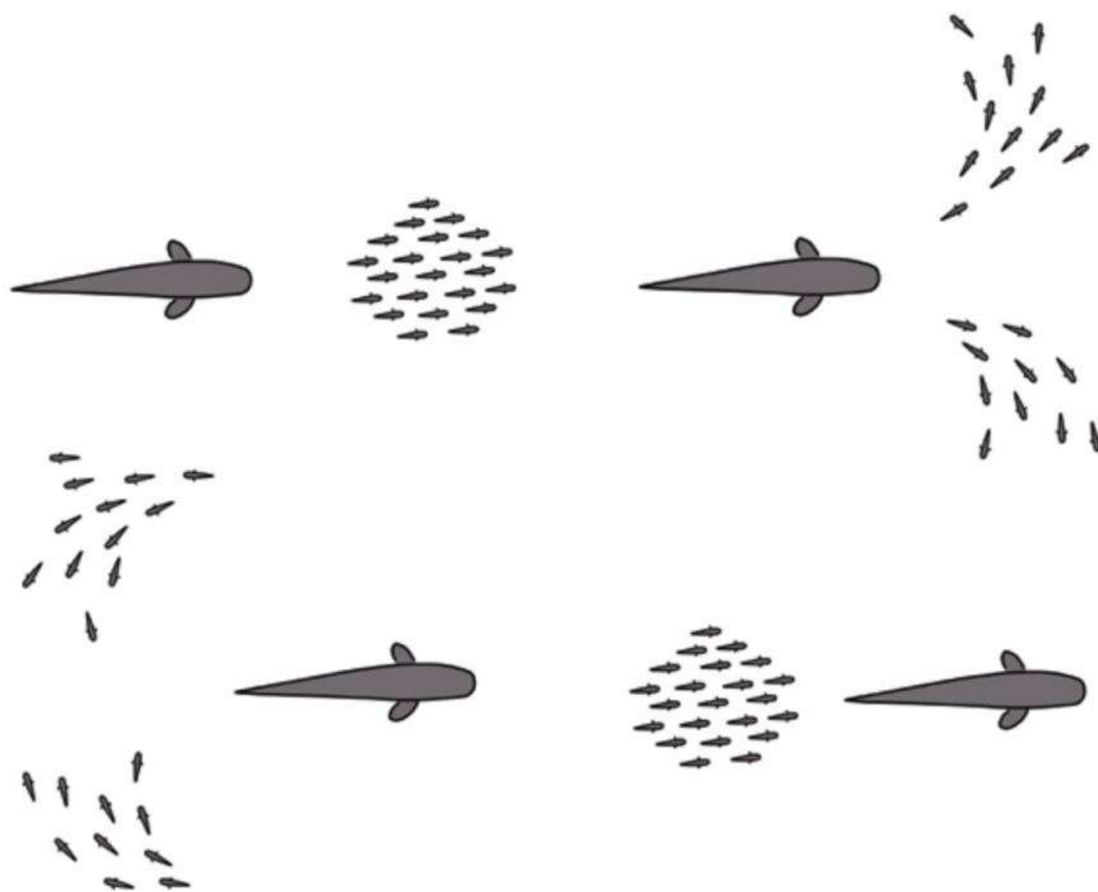
在他们的模型中，随着鱼群密度的变化，有可能出现两种组织模式。当鱼群的密度比较低时，鱼群会以一种“稀疏网络”（sparse network）的组织形式存在，这个时候，鱼群不会迁徙。但随着聚集的成员增多，鱼群密度开始增大，会出现一种“密集网络”（dense network）的新组织模式，后者会随着鱼群密度的增大越来越稳定。这时候，大多数鱼仍处于无方向的状态。但如果一小部分鱼对某一个方向表现出偏好，整个鱼群就能逐渐调整方向，最后开始迁徙。或者说，引起金枪鱼的迁徙，既需要足够多的鱼，也需要一些认路的鱼。

银色的闪光

我们要解决的下一个问题是，我之前直接用水瓶捕捞的时候，这些小鱼是如何躲过我的袭击的?

首先，这个群体应该很容易发现我的不轨意图，这是鱼群防御行为的第一个技能——群体瞭望。整个鱼群包括了无数双眼睛，时刻瞄准着四面八方，使它们能够及时发现正在靠近的天敌。

在这种情况下，就像懂得布阵的古代军队一样，它们开发出了应对的阵形变化。如果捕食者从后方逼近，通常的反应模式是，鱼群向两侧游动，与捕食者相向，绕到捕食者的身后去。这种行为被形象地称为喷泉策略。虽然通常捕食者的速度更快，但它的个头一般也更大，转向和减速都不够灵活，与其笔直地向前逃窜，不如向后相向运动的生存概率更大。若是捕食者和鱼群面对面，本来就是相向而行的，鱼群则会从捕食者正对的位置迅速向两侧游动，尽可能与捕食者拉开距离。若是捕食者从侧面直插鱼群的中部，鱼群则会以插入点为中心，辐射式逃散。我捞鱼的时候，遇到的大概就是最后这种情况。



捕食者从后面袭击时，鱼群表现出的喷泉策略
图片来源：冉浩绘

鱼群有效的群体防御策略使我相信，在以冷兵器为主的古代，兵团的阵法训练对于战场制胜确实具有重要的意义。但是，鱼群变阵的

速度更快。比如辐射式逃散会使鱼群快速膨胀，鱼群的直径可以在0.06秒的时间内扩展到原来的10~20倍。尽管所用时间比眨眼还要短，但是鱼群的成员依然完成了转向、逃离，中间没有碰撞。要做到这一点，每条鱼都必须充分地知道逃生的规则是什么，并且绝对精确地遵从这些规则。一旦出现错误，必然带来碰撞、减速和混乱，最后造成悲剧。因此，这一切必须被印刻在它们的本能中，在无须思考和犹豫的前提下进行。而当所有的个体都按照同样的规则行动的时候，整个群体就会表现出智慧而高效的有序性。这样，并不需要某个个体发号施令，群体就能够有效运转，这样的组织形式被称为自组织。我们在后面还会反复提到这个概念，自组织是生物界的伟大发明，它赋予了生命以秩序。

群体活动赋予动物的第二个防守技能是锁定免疫。对密集的鱼群来说，一方面，捕食者可能会把鱼群误以为是一个巨大的动物，而心生胆怯、放弃进攻；另一方面，捕食者眼睛很难跟踪并锁定某一条鱼，特别是当这些鱼还有另一个天赋技能“银色闪光”的时候。如果留心观察，你就会发现很多鱼的侧面都是银白色的，这是便于它们在捕食者面前发动“闪光”技能。沙丁鱼（sardine）就将这一技能发挥到了极致。

沙丁鱼的名字可能出现于15世纪，来自今天意大利的撒丁岛（Sardinia），那里的附近海域曾一度盛产这些鱼类。事实上，沙丁鱼并不是一种鱼，而是一类鱼的总称。它们的体形相似，都是银光闪闪的样子，即使是分类学家，也需要细细鉴别，才能把不同种类的沙丁鱼区分出来。而且不同沙丁鱼的习性也差不多，所以，通常人们往往会误把它们当成是同一种鱼。

在食物链上，沙丁鱼只比浮游生物高一点儿，它们吃藻类和一些小型甲壳动物，偶尔会吃一些鱼卵。生物界中形成了著名的食物金字塔，也就是说位于最底层的生物，它的生物总量是最大的，所以，比较接近底层的沙丁鱼也有较庞大的数量。正是因为这个庞大的数量，

所以它们被各种动物视为唾手可得的食物资源，它们被鲨鱼、金枪鱼、海豚等掠食者捕食，也是水鸟眼中的美味。

当然，没有动物愿意成为别人口中的美味，哪怕它们如沙丁鱼般弱小。这些沙丁鱼以数以百万计的极大群体活动，并且在捕食者深入的时候快速变换队形，形成了壮观的沙丁鱼风暴。它们如同一面巨大的银色反光镜，能够把捕食者晃得晕头转向。这是亿万年的生物演化帮助它们完成的反捕食策略，是写入了它们基因的一项卓越能力。



南非，迁徙的拟沙丁鱼群用喷泉策略闪避鲨鱼



对沙丁鱼来说，群体和数量就是它们生存的依仗

向外的牛角

对于鱼类和爬行类，往往是体形或者年龄相仿的个体结成群体，但哺乳动物并不是这样，哺育幼崽的特性使后者在形成群体的时候往往拖家带口。比如北美野牛（*Bison bison*）就是一个拥有有趣的群体反捕食策略的例子。

北美野牛和非洲野牛不同，但是和欧洲野牛（*Bison bonasus*）的亲缘关系很近。它们是冰川时代的孑遗物种，像猛犸象一样长着厚毛，非常适应寒冷的环境。人类的捕杀在猛犸象的灭绝中起到了举足轻重的作用，在欧洲野牛和北美野牛身上差不多同样如此，只不过这两种野牛坚持得更久一些，以至于有了转机。起初，欧洲野牛在野外已经被捕杀光了，幸好动物园里还有少量幸存，所以它们等到了被放

归的机会，今天生活在野外的欧洲野牛都是早先动物园中少数幸存者的后代。由于遗传多样性的丧失，它们的身体素质可能略有下降，对疾病的抵抗能力也有所降低。事实上，我相当怀疑它们同样丢失了一些行为特征，因为大脑比较发达的动物往往会通过野外生活获得一些经验、习惯或者知识，然后通过“亲子教学”传承下去，以至于同一个物种的不同族群，往往在行为上会有所区别。动物园的圈养显然不利于这种传承，而且圈养本身也会改变动物的行为。因此，即使欧洲野牛被放归，并且如今已经形成了一定规模的自然种群，它们也已经不完全是当年的欧洲野牛了。

幸运的是，尽管当年贪婪的皮革贸易消耗了上千万头北美野牛，但还是幸存了那么一小撮，美国黄石国家公园是北美野牛平原亚种（*Bison bison bison*）最后的保留地，使得它们得以保留那些野生行为。由于森林亚种（*Bison bison athabascae*）的主要栖息地在更北方、更荒凉的加拿大，它们的日子更好过一些，野生行为保存得也更加完整。



美国黄石国家公园的北美野牛群

北美野牛成群活动，通常会形成包含成年公牛、母牛和小牛的混合群体。虽然成年北美野牛的体形庞大，体重可以达到一吨，不太容易被捕食，但它们仍然有天敌。狼和灰熊都会捕食北美野牛，尤其是对年幼和衰老的野牛具有很强的威胁，这两类野牛往往身体较差，很容易陷入险境。

但是，群体可以保护它们。成年的北美野牛并不是完全没有抵抗能力的食草动物，它们的尖角锐利，并且能以每小时五六十千米的速度发起冲锋，被它们正面撞到可不是闹着玩儿的。一旦整个牛群朝向一致发起冲锋，捕食者就必须避其锋芒。狼的体形比北美野牛小很多，即使在静止状态下，野牛也可以用角把它掀到半空中，然后再补上一角，那也是相当严重的伤害。此外，北美野牛的后腿也可以蹬踢，造成伤害。一旦捕食者出现，相对分散的北美野牛就会聚集到一起，形成紧密的群体，并把弱者保护在中央，然后强壮的野牛用头和身体挡住它们，形成一个防御阵型。

这并不是一个纯粹的防御阵型，它们也是有可能进攻的。强壮的雄性有可能出群驱赶捕食者，整个牛群也有可能跑动起来驱赶敌人。在跑动的过程中，幼年的野牛会被裹挟在队伍内侧，尽可能减少暴露的机会。

通常，跑动的牛群足以驱赶单个捕食者，比如一头灰熊，但未必能对付狼群。北美灰狼的狼群成员较多，它们中的一部分可以绕到牛群的背后发动攻击。在这种情况下，北美野牛群可能会选择逃走。这时候，会有强壮的野牛离群进行断后，等大群体脱身以后再去追赶群体。这种行为策略在面对捕食者的时候是有效的，但还是差点儿葬送了整个物种——这些不知道马上逃跑的家伙成了猎人眼中最好的靶子，那些强壮的野牛可以轻易地被贪婪的子弹放倒。

不过，这种行为在地质历史的多数时间里是相当有效的，特别是对那些有一定自保能力的较大型动物来说。这种行为并不局限在野牛中，并且至少可以追溯到恐龙时代。恐龙足迹化石表明，体形庞大的

鸭嘴龙类同样是成群行动的，年幼的个体也被裹挟在了队伍的中间。当然，它们和北美野牛之间没有继承关系。它们是完全不同类的动物，只不过由于相似的处境，采取了相似的生存策略，这是一种趋同进化。

北美野牛对同伴的生死状况具有相当准确的判断，并且行动果决。我至少看到过两组来自野外记录的影像资料，体现出了它们面对北美灰狼时的那种果决。一组影像是牛犊被狼袭击，母牛奋力营救，但是，当牛犊的要害被狼咬住而被放倒时，母牛立即离去，不再救援。这是一种看起来既无奈又冷酷的行为。一直以来，我都相信大脑比较发达的哺乳动物是有感情的，目前也有足够的证据证明这一点，您将在这本书中找到很多这样的例子。在这组影像中，我看到了母牛不惜以身犯险去保护小牛。然而，在保护失败之后，没有电视剧里那种呼天抢地还需要有人拉着才肯离开的感人桥段，也没有红着眼睛准备决一死战的架势，母牛果断地离开了，绝不拖泥带水。也许它知道，狼从来都不单独行动。

另一组影像是牛群在狼群的追赶下逃走。一头牛掉队了，被几匹狼拖住，逃走无望。担任阻击任务的野牛在归队追赶牛群的过程中，从后面赶上来，有几头从旁边跑过，而最后一头则直接撞在了那头掉队的野牛身上，将其撞到，然后越过它，扬长而去。我无法知晓最后这头牛的想法，但是结果是显而易见的，被撞的那头牛完全失去了反抗能力，成了狼群的大餐。狼群停止了追击，整个牛群安全了。假如野牛是有意识地做了这件事情，牺牲这个成员以换取群体的安全，那简直是一个冷静得让人毛骨悚然的决策。假如野牛是无意识地跑到了这个路线上，不得不从这里通过，我们依然能够看到一种果决——它并未因为同伴的阻碍而减速，而是毫不犹豫地撞开了路障，这仍然是一种理智到近乎冷酷的行为。但是我却无法用“自私”这个词评价它，因为它为了群体撤离而勇敢战斗，并且最后一刻才撤离。

这大概就是野兽和人的思维方式的不同，它们见惯了生死，并且形成了有效的生存策略，它们可以为了群体撤离而留下来断后，也能果决地抛弃掉营救无望的同伴。这是在无数生死考验之后塑造的性格，也许只有完全野性的动物才能表现出来，同时，这也印证着大自然的残酷。

接下来是逃走之后的事情。卡宾（L. N. Carbyn）在加拿大的工作可以给我们一些提示，他是一位对北美野牛很熟悉的动物学家。对于多数被追捕的食草动物来说，一旦狼群停止追捕，它们差不多立刻就会停下脚步，不再逃跑。但是北美野牛却不是这样。在被袭击的37次中，野牛群有15次继续奔跑，持续的平均距离是17.5千米，相当于跨过了一座中型城市。其中，在1981年2—3月，他们甚至观察到了一次长达81.5千米的大逃亡，地点在加拿大森林野牛国家自然公园。



加拿大，雪地中的北美野牛群

1981年2月8日，这群大概有90个成员的野牛群在雪地里被发现了，后面跟着一个由8匹狼组成的狼群。牛群的处境显然不太乐观。就在这天白天，下午3点10分，狼群发动了试探性的进攻，在几次接触之

后，3点25分，试探中止。后来对雪地的痕迹的观察表明，在之后的18个小时内，狼群进行了反复的试探，但是没有完成猎杀。2月14日，再次观察到了两个群体之间的接触。我们可以猜想，狼群差不多已经盯死了这群野牛。由于大型动物的运动速度快、移动范围大，并且有一定的危险性，科学家很难24小时不间断地对它们进行监控。在这段时间里，狼群很有可能已经对野牛群进行过更多次的试探，也在不断地对野牛群施压。狼群的耐性一向很好。

2月16日，狼群终于完成了首杀，一头母牛死亡，牛群移动了20千米，到了另一个地方。但是，故事还没有结束。3月6日，狼群又找上门来，下午5点25分，牛群形成了紧密阵型，狼群无功而返。当天晚上，也许是次日黎明，狼群对牛群的攻击性施压再次奏效，牛群奔逃了超过7.2千米。3月8日，狼群被观察到尾随监视着牛群，距离非常近。3月9日，狼群被观察到在一头刚被杀死的牛犊尸体旁休息，看来，它们完成了第二杀。雪地上留下的痕迹，完美地再现了当时的场景：狼群从上次被观察到的地方，追逐着牛群，行程4.3千米，它们穿过了草地，在林地完成了猎杀。通常，在夏季猎物充足的时候，狼群捕获了猎物就会停止下来。但是，这个时期不一样，它们会追逐牛群，这真是一场噩梦。事实上，狼群似乎已经结束了连续追杀，但牛群仍在继续逃跑。足迹显示，牛群一直呈紧密阵型，并且没有停下来进食。随后，牛群的阵型变得松散了一些，足迹变得散乱了一些，但是，它们依旧没有进食。大概经过20千米的跋涉，牛群到达了一条铲过雪的公路，在那里稍做休息。之后，牛群继续跑路，到3月9日再次观察到它们的时候，它们又移动了长达61.5千米的距离。

就像卡宾指出的那样，牛群的这种长距离迁徙有它的适应性意义。只要它们逃出了这群狼的领地，也许就能够避免被无休止地追杀了。这场折磨持续了差不多3周，它们肯定已经被吓坏了，赶紧要摆脱那个噩梦一样的地方。然而，危险的是，它们有可能会闯入另一群狼的领地，它们的生活仍将惊心动魄。而一旦脱离了群体，个体的日子则会更加艰难。

群体、警戒与安全感

对动物来说，及时发现天敌，然后启动反捕食策略，是性命攸关的事情。动物的这种对外界风险的预警行为，我们称之为警戒行为（vigilance behavior）。动物会时不时地表现出警戒行为，这是由它们的本能决定的。在陆地上，你会很容易辨认出这种行为。这时候，通常动物的身体会保持静止，但它们会抬头，表现出嗅探、环视、注视、倾听等行为。在表现出这些行为的时候，静止的身体会使它们更加专注，同时，减少自己暴露的可能性。尽可能抬高头部（或感觉器官）可以使它们获得更大的视野或者探测范围。所以，哪怕是小蚂蚁，在警戒的时候，它们也会停下身子，扬起触角，细细分辨空气中的气味。

毫无疑问，动物面临着选择，警戒或者不警戒。警戒行为会获得安全感，可以提高自己生存的概率；但是，警戒行为是占用精力和时间的，这会减少动物觅食、活动甚至是休息的时间。动物必须平衡这一点。通常来讲，动物的安全感越低，它们在警戒行为上投入的精力就越多。

我们可以通过动物警戒行为的总时间、发生频率和单次警戒行为持续的时间来判定动物警戒行为的强度。当然，也有一些其他的指标，比如引起动物警戒行为的距离。说起这一点，我得说说艾伊尔·赖默斯（Eigil Reimers）等人那天才般的诡谲实验设计。

在北极地区，北极熊是让多数动物闻风丧胆的可怕捕食者，对驯鹿来说也不例外。后者是活动在北极圈附近的大型鹿类，分布区域与北美野牛重叠，也是狼群经常捕食的对象。给圣诞老人拉雪橇的红鼻子鲁道夫的原型就是驯鹿。

赖默斯的研究对象是生活在北极的斯瓦尔巴德群岛驯鹿，这是驯鹿家族中的一个分支。他们进行研究的小岛上没有猞猁、狼、狼獾或者棕熊等捕食者，只有狐狸偶尔会偷走驯鹿幼崽。当然，重点是，还

有不时渡海而来的北极熊。相比之下，这里的生活环境比别处要安全得多，这里的驯鹿或独来独往，或三五成群，喜欢找个地方窝着，不喜欢到处游荡。

他们要研究的是，当驯鹿遇到北极熊的时候，会有何种反应，如驯鹿表现出警戒行为的距离、开始逃跑的距离，以及会跑多远。

但问题是，北极熊并不常出现。

所以，他们有了一个绝妙的想法。他们用白布条把自己包裹得像木乃伊一样，只留下眼睛和鼻子的孔洞，然后就开始了"扮熊吓鹿"的活动。这几个人对这个扮相相当满意，按照他们自己的说法，和北极熊"惊人地相似"。



北极苔原上的驯鹿群

他们统计能够接近驯鹿的距离，看大概多远能够引起驯鹿的警觉，然后他们使用激光测距来判定距离。当然，驯鹿会变得警觉。当研究者以"人熊姿态"接近驯鹿时，驯鹿会在更远的距离就出现警戒行为，启动逃跑的位置也更远，逃跑的距离更长，这三组数据分别是研

究者以“人类姿态”靠近时的1.6、2.5和2.3倍。看来，驯鹿是真的更在意“人熊姿态”。

不过，驯鹿真的认为那是北极熊吗？终于有一次，真正的北极熊出现了，事实表明，驯鹿的反应比面对“人熊”时强烈多了。于是，研究人员得出了也许更加合理的解释：在深色大地的映衬下，白色更显眼。这个研究成果，最终发表在了2012年的《北极、南极和高山研究》（*Arctic, Antarctic, and Alpine Research*）上，并获得了2014年“搞笑诺贝尔奖”的极地科学奖。

我们从这个有点儿滑稽又相当敬业的研究中可以读出另一个信息，那就是，一些因素确实会影响动物的警戒水平，“人熊姿态”使驯鹿在更远、更早的时候就表现出了警戒行为。这些因素有很多，既有来自外界环境的，也有来自动物自身的。比如动物的年龄就是其中之一。一般来说，成年个体的警戒行为强度比幼年个体要高，这一方面是因为成年个体具有更多的生存经验，另一方面则是因为幼年个体更容易感到饥饿——它们必须花更多的时间觅食，以便满足生长的需求。再比如，取食模式同样有影响。需要把头探入水中觅食的鸭类，会比那些长腿的涉禽花更多的精力来警戒，因为鸭类很难一边觅食一边观察周围的环境。还有，繁殖季节的动物通常会有更多的警戒行为，甚至人类的活动也会引起警戒行为强度的增加，比如这种扮北极熊的研究活动。

总体上来讲，处于群体中时，单个动物的安全感似乎有所上升，它们的警戒强度会下降。目前有三个假说来解释这个现象。一个是我们之前有所涉及的多眼多耳假说，也就是说群体中的成员数量多，拥有更多双眼睛、更多只耳朵，从而获得了更多发现敌人的机会。第二个是稀释效应假说，这个假说的出发点是，群体中的个体数量越多，在捕食者有限的情况下，个体被捕食者盯住的概率就被稀释了。最后一个假说是资源竞争假说，相比个体占有生存资源来说，群体内部会产生竞争，个体不得不投入更多的精力，去获取生存资源。如果我们

细细体会，就会发现这三个假说之间实际上是相互渗透的。它们被动物生存的一条铁律串联着，那就是，尽可能减少自身的消耗，尽可能获取外界的资源，然后尽可能安全地活下去。

为此，动物还产生了一些一般只在群体生活中才有的行为模式。以普氏原羚（*Procapra przewalskii*）为例，下面我来介绍一下这种可爱的生灵，它是我国特有的物种，不过当前的处境可不太妙。目前，野外大约还有1 000多只普氏原羚，分布在青海湖的周围。在历史上，普氏原羚曾广泛地分布在我国西北的草原地区，包括内蒙古、甘肃、宁夏和青海等地。现在，它们只剩下青海湖附近这唯一的栖息地了，而且这块栖息地也已经被公路、围栏等人造物所分隔。

普氏原羚不会进行长距离迁徙，它们会成群地在草场生活。根据研究，处于群体外围的普氏原羚比靠近中心的会表现出更高的警戒强度。这倒也不奇怪，毕竟捕食者要捕猎的话，也是从外面抓起，所以处于群体外围的风险要高得多，自然也要更加小心了。另外，群体动物在警戒行为出现的时候还有一个特点：当一只动物表现出明显的警戒行为的时候，它附近的动物也倾向于表现出警戒行为。这也是一个可以理解的逻辑：如果同伴已发现可能存在危险，那我也应该留心一下，至少不应该毫无准备，以免来不及逃跑或者掉队。

通常来讲，群体越大，动物的安全感应该越高，警戒行为的强度应该相应地下降。但是普氏原羚并不完全是这样，这种现象只在普氏原羚的雌性中出现，雄性的警戒行为强度却没有多大变化。因此，我们必须给雄性的这一反常现象做出解释。



表现出警戒行为的普氏原羚

一定有什么东西阻碍了警戒行为的下降。而且，这必定是伴随着群体的增大而出现的。

从种内关系上来说，群体反应带来的负面影响是竞争。与雌性相比，雄性多了一种竞争形式——同性之间的竞争。也许正是因为群体增大，雄性要面临更多的挑战者，所以它们必须要保持足够的警惕性。另一个情况似乎也能印证这一点。在繁殖季节里，不论雌雄，普氏原羚个体的警戒行为强度都会上升，因为在这个季节里，优势雄性的攻击性会增加，不仅会对其他雄性造成伤害，有时候甚至会伤到雌性。所以，动物在群体中的警戒行为不仅对外，同时也对内。

尽职的哨兵

在具有较高社会化程度的群体中，我们有时还能找到一些专门的哨兵，它们减少或放弃觅食活动，专心为群体监视四周，群体因此可以获得一个相对安心活动的机会。毫无疑问，这是一种奉献——这些个体不仅放弃了获取生存资源的机会，往往还会承担比较大的生存风

险，对天敌的预警则有可能暴露自己的位置，招来捕食者的觊觎，结果丢掉性命。

它们为什么要承担警戒任务呢？

以台湾猕猴（*Macaca cyclopis*）为例，这是我国台湾地区唯一一种本土灵长类动物。群体的核心是猴王，它带领自己的副手掌控整个猴群。在栖息地时，猴王居于群体的核心，地位较高的雌猴和幼猴环绕四周，而地位较低的雌猴和幼猴则不得不远离中心，被迫承担警戒任务。而迁徙时，这些地位较低的雌猴和幼猴也要殿后。从这个角度来讲，这种警戒任务是在社会等级的阴影下被迫接受的。但是，也有自愿担任警戒的成员，那就是游离在群体组织边缘的一些雄猴。它们自愿当前锋，自愿固守领地，它们跟随猴群行动，但也随时准备挑战老猴王。它们自以为是群体未来的接班人，虽然自己尚不是主人，但是并不代表别人可以随意入侵自己的势力范围，也不愿意看到群体遭受重大损失。而在群体周围晃荡，也使它们有机会接触那些群体外围的雌性，甚至有可能另组家庭。川金丝猴就是这样做的，它们的群体一般由几个以雄猴为核心的家庭单元和一个由纯雄猴组成的单元构成，偶尔会有纯雄猴单元的个体从其他家庭单元拐出不受宠的雌猴，组建起新的家庭单元。

事实上，生物的多样性使情况变得更加复杂，自然界还存在不同物种之间组建的共同预警体系。但这些可能更像是动物能够彼此听懂对方的报警声而已。比如担任警戒任务的猴子向猴群发出的报警信息，吃草的鹿也能够听懂，于是鹿会做出警戒反应。而鸟类发出的警戒声同样会引起其他动物的警觉。这种能够互相听懂对方报警声音的特质会使动物更加受益，毕竟多一双眼睛监视环境，就多了一分安全。实际上，这种报警协作在昆虫中也存在，如塞尼弓背蚁（*Camponotus senex*）会利用身体在树上敲击出“鼓声”来报警，这种报警信号很类似当地的一种蜂类（*Polybia*）发出的声音，它们极有可能和这种蜂类共享了报警声。



一群台湾猕猴

当然，这种互利的和谐并不总是存在。以牛椋鸟（oxpecker，*Buphagus erythrorhynchus*）为例，这类小鸟与食草动物为伍，它们拥有强劲的爪子，帮助它们在牛羊的背上站稳。牛椋鸟以食草动物身上的寄生虫为食，也会驱赶蚊蝇，这些都是它们的食物，对牛羊也是有利的。同时，牛椋鸟锐利的视野能及早发现肉食猛兽并发出报警鸣叫，这能帮助食草动物摆脱捕食者。这看起来相当美好。但是，牛椋鸟对食草动物身上的伤口也起到了破坏作用，它们会将伤口扩大，以便吸血，而扩大的伤口会产生更多的寄生虫，利于它们获取食物。甚至在牛椋鸟筑巢的时候，还不忘从牛羊身上拔毛去铺窝。



南非，非洲野牛和牛椋鸟

还有一种是非洲的鸟类叉尾卷尾（*Dicrurus adsimilis*）。这种黑色的小鸟会向周围的动物发出报警声，但也并不总是这样，它们有时候会谎报信息，吓走别的动物，以盗取食物。为了使自己的谎言更逼真，叉尾卷尾甚至可以模仿其他动物的报警声。即使如此，其他动物仍然容忍了叉尾卷尾的恶意。这里面包含的逻辑是，万一报警是真的呢？毕竟命只有一条，是不能试错的。



南非，叉尾卷尾正在舒展翅膀

同样的联盟还有鼠兔和鸟类。鼠兔是一类能够在草原上开掘洞穴系统的小型食草动物，它们并不在意与别的动物分享巢穴，时常会有鸟类和蜥蜴进出这些巢穴系统。这些洞穴为小动物的活动提供了庇

护，至少可以躲避日光的灼晒、暴风和冰雹等恶劣天气。因此古语就有“鸟鼠同穴”的说法。当然，鼠兔也得到了好处，它们可以从鸟类的惊鸣中判断出可能有危险临近，进而实施逃避行为。不过，有时候鼠兔也会主动凑到别的动物那儿去，有报道高原鼠兔（*Ochotona curzoniae*）会凑到高原鼢鼠（*Myospalax baileyi*）的窝边进行造巢活动，从而出现共栖现象。高原鼠兔可能很喜欢高原鼢鼠巢形成的栖息环境，但是，高原鼠兔对它们“共同的家”的改建和扩建活动往往导致鼢鼠巢坍塌，鼢鼠要不停地修缮洞穴，最后不堪忍受，弃巢而去……



即使在纸上，我们也能感受到非洲狮群行动时产生的压迫感

为了我们的餐桌

餐桌旁的巨蜥

窗外响着鞭炮声，我们坐在屋里。这是一位朋友的婚礼。我被迎宾安排在了一张餐桌前，差不多相同的原因，我们十来个贺喜的宾客就这样拼成了一桌。我们都不太熟，多数甚至素未谋面。我们坐在一起，仅仅为了吃这一顿喜酒。同一桌的人们相互熟悉着，有一句没一句地聊着。很快，酒菜上来了。一位男子很熟络地打开酒瓶，开始给喝酒的几个宾客倒酒。我不喝酒，不过这不妨碍我饶有兴致地看着他们互相敬酒，越聊越起劲，直到喝得“面红耳赤”。我知道，他们在酒桌上说的话多半都不作数，不论是称兄道弟，还是信誓旦旦的承诺。这场酒席散去，人们将各奔东西，投入到各自的生活中。于是，我的脑袋里不合时宜地蹦出来一种动物。我们有点儿像一群赶来聚餐的巨蜥。

在远古，蜥蜴能够长到很大，但是现在它们大不如前了。不过巨蜥（monitor lizards）例外，其中最大的体长超过两米。世界上大概有70多种巨蜥，其分布范围从非洲热带起，穿过南亚次大陆，延伸至中国及东南亚，继续向东直到澳大利亚，在这些地方都能看到它们的身影。巨蜥长着蛇一样的脑袋，会吐出分叉的舌头，它们的脖子长而灵活，脚爪也非常粗壮有力。如果不看脑袋，给人的感觉有那么一点儿像鳄类，不过它们身上的鳞片要单薄得多，而且时常会看到褶子。

巨蜥里最著名的恐怕就是科莫多巨蜥（*Varanus komodoensis*）了，也叫科莫多龙（Komodo dragon）。不过，它们并非恐龙后裔（鸟类才是）。科莫多巨蜥生活在印度尼西亚科莫多岛及其附近地区，它

们是那里的顶级掠食者，也是现存蜥蜴大家族中体形最大的，其体长最长可达3米，体重达70千克。



迎面而来的科莫多巨蜥，会带来巨大的压迫感

科莫多巨蜥的食谱包括无脊椎动物、鸟类和哺乳动物，其中鹿等动物是它们的主食，但它们也会吃遇到的腐肉。科莫多巨蜥是非常出色的捕食者，它们倾向于单独寻找猎物并发动攻击。科莫多巨蜥的眼睛可以锁定猎物，在300米外就能发现目标。起初人们以为科莫多巨蜥是聋的，但事实并非如此，只是它们所能听到的音频范围窄，大约从400赫兹到2 000赫兹。以上两点虽然对它们的捕猎能够起到一定的帮助，但起决定作用的是科莫多巨蜥的嗅觉。它们嗅闻猎物不是通过鼻子，而是通过那长长的、黄色的、分叉的舌头。舌头的根部和犁鼻器（Jacobson’s organs）关联，可以帮助它们分辨出空气中猎物的气味。

科莫多巨蜥的咬噬是相当致命的。一方面，科莫多龙的唾液中含有细菌，其中被检出的多杀巴斯德菌（*Pastuerella multocida*）已经被证实可以引起小鼠败血症和死亡；另一方面，2009年，布赖恩·菲拉（Bryan G. Frya）等人在科莫多巨蜥的下颌找到了两个分泌毒蛋白的

腺体，这些毒蛋白具有抗凝血、降低血压、麻痹肌肉、降低体温等作用，会导致中毒的猎物休克。

科莫多巨蜥能够很好地利用它们的武器，由于其奔跑速度不算太快，只有大约每小时20千米，也许还更慢一点儿，所以它们以伏击为主。当合适的猎物进入其攻击范围后，它们会迅速发起攻击，猎物的腹部和喉咙将是攻击的重点，也有人观察到它们能用强力的尾巴将成年的猪和鹿击倒。即使猎物逃脱，只要其被咬伤，仍然逃不过死亡的命运，之后科莫多巨蜥就可以靠敏锐的嗅觉，牢牢锁定猎物。

一旦猎物倒下，血腥的气味会招来附近的科莫多巨蜥，尽管它们可能并没有参与整个捕猎过程，甚至彼此并不熟悉，但这丝毫不影响它们来参加这场聚会。死亡的猎物就是餐桌，巨蜥宾客们按照顺序落座，体形大的先围拢过来进食，然后，体形小一些的在外围游荡，等待进食。它们会用粗壮的爪子固定住尸体，然后晃动脑袋，扯下大块的食物。它们下颌有多个可以活动的关节，从而使嘴巴可以张得很大。一头体重50千克的雌性科莫多巨蜥可以在17分钟内，解决掉31千克重的野猪。它们的胃弹性较强，可以容纳下相当于体重80%的肉食。



在科莫多巨蜥的攻势下，猎物已经失去了逃跑的能力，接下来就只能等待死亡了

科莫多巨蜥平时是独居的，只有在进食的时候才会聚集到一起，因此，它们会在餐桌上展现出各种社会行为，包括确定等级顺序、求偶，甚至是交配。由于长相非常相似，动物学者通常很难在观察中区分出它们的性别，但是科莫多巨蜥之间显然不存在这样的困难。雄性在取悦雌性的同时，也能精准地攻击其他雄性。所以，科莫多巨蜥在餐桌前，除了甜言蜜语，还有剑拔弩张。



餐桌上的科莫多巨蜥可谈不上优雅，它们会争夺每一块食物

事实上，那些体形略小的巨蜥还要承担被体形较大的巨蜥抓住、杀死和吃掉的风险。那么年幼的科莫多巨蜥呢？它们根本不会参与这个聚会。因为，它们有可能被当作餐桌的点心一同吃掉。这些小家伙生活在树上，成年的巨蜥则因为体形巨大而不能爬到树上去捕食它们。

大餐之后，曲终人散，巨蜥各自回到自己的地盘上休息、挖洞、晒太阳或狩猎，等待空气中传来下一顿大餐的味道。

河湾的鳄

与科莫多巨蜥同属爬行动物的鳄类起源自两亿多年前的三叠纪晚期，几乎与恐龙同时登上历史的舞台。但是与恐龙不同的是，鳄类选择了沼泽和浅水作为自己的主场，并且成功渡过了6 500万年前的那场难关，繁衍至今日。



潜伏在水中的眼镜凯门鳄，它看起来就像一小块普通的石头
图片来源：冉浩摄

毫无疑问，在现存的爬行动物中，鳄类的体形最大，是当之无愧的爬行动物之王。实际上，鳄类和蜥蜴在身体结构上也有很大的差别。它们已经适应了水生环境，咽部进化出了腭帆，腭帆关闭时，口腔便与呼吸道隔开。因此，鳄类能在水中把嘴张开而不怕呛水，甚至它的嘴里充满水时也能呼吸。鳄类的心脏与鸟类和哺乳动物一样，有4个房室，而其他爬行动物的心室并未完全分隔，还是三腔室心脏，其供血能力自然不及鳄类。此外，鳄类的眼睛除了眼睑外还有瞬膜和泪腺，使它们既适应在水中生活，又可避免在陆地上活动时的干燥和污秽。

尤其值得一提的是，鳄类作为爬行动物中比较先进的一支，虽然脑容量仍然很小，但是它们出现了新脑皮，也就是我们常说的大脑皮质。新脑皮在鸟类和哺乳动物中普遍存在，鳄类正是首先出现这一结构的爬行动物类群之一。因此，从这个角度上来讲，鳄类的智力应该高于不少爬行动物（但是要低于鸟类）。

这也使得鳄类的行为更加复杂，并且具有一定的记忆和学习能力，因此它们在生活上更加灵活，并且可以在一定程度上被驯服。但它们并不温驯。有很多故事提到给鳄剔牙的埃及小鸟，并且说小鸟站在鳄的嘴里，为鳄清理掉牙齿缝中的碎肉和寄生虫，而鳄则张着嘴任

由小鸟在嘴里蹦跶，也不会吃掉它们。这种说法出自古希腊学者希罗多德的记述，但是现代暂无人确切观察到这一现象。“嫌疑”最大的鸟类是尼罗鸻（*Pluvianus aegyptius*），但是相关行为的几张经典照片很可能是伪造的。鳄的牙齿很稀松，或者说齿缝很大，并且常受流水的冲刷，应该没有食物残渣存留。一些鸟类确实常在水边活动，从而造成了在鳄身边活动的假象，但鳄其实不太理会这些鸟类，因为鳄抓不住它们。如果鳄的嘴边吸附了水蛭，也许确实偶尔有鸟过去啄一口，但这远不足以构成鸟的主要食物来源，并且它们要是真冲到鳄的嘴巴里折腾，结局一定是悲惨的。

鳄类倒是确实把聪明才智用在了捕猎上。生活在澳大利亚的湾鳄（*Crocodylus porosus*）会观察水边野营的人类的行为，并选择在夜晚上岸突袭宿营游客。此外，密河鳄、短吻鳄和泽鳄能够利用树枝来诱捕收集筑巢材料的鸟类。当然，后者到底是本能行为还是后天习得的行为还有待进一步研究。

鳄类确实有社会性的集群行为，特别是在捕猎时，它们会出现合作行为。

鳄会聚集在一起享用途经的鱼群和哺乳动物等食物资源，也会猎杀在栖息地落水或在水边活动的动物。尼罗鳄（*Crocodylus niloticus*）会在牛羚（角马）和斑马迁徙路线上的河道集合，它们潜伏在水中，等待将从这里渡河的大群哺乳动物。一般来说，首先由一条尼罗鳄出手，咬住猎物，然后周围的鳄会纷纷“补刀”，将猎物杀死。之后，便是周围的鳄一起进餐了。由于鳄类不能咀嚼，撕扯的能力也不强，它们一般是咬住猎物，然后旋转身体打滚儿，将肉拧下来吞掉。在整个进食过程中，没有观察到鳄之间的攻击行为。抢先出手的鳄之所以能够容忍其他鳄补刀并且瓜分猎物，是基于两个事实：一是渡河的牛羚等动物体形往往较大，一只鳄很难迅速制服猎物；二是即使把猎物拖走，也很难驱赶那些眼热的同类，因此，不如大大方方拿出来与人分享，然后大大方方地去分享别人的成果。在哺乳动物中，有时这种共

享会更进一步，在同一地点栖居的吸血蝙蝠之间有时存在着反哺的现象，也就是将自己的食物反哺给饥饿的同伴。这可能基于一个基本的事实，那就是血不是每一次外出都能够获取的。把自己的食物与同伴分享，是期待着同伴在未来同样会将食物与自己分享。



尼罗鳄捕食年轻的同类



等待猎物渡河的尼罗鳄

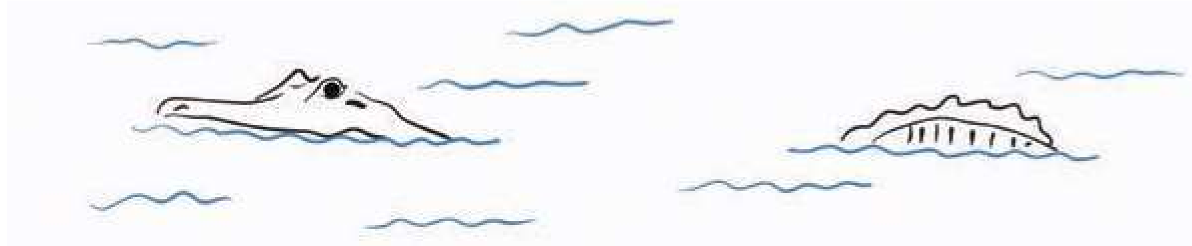
基于类似的原因，鳄类之间也可以跨物种合作，尼罗鳄和凯门鳄（*Caiman yacare*）曾被观察到在狭窄的水道截杀鱼群。这些鳄会选择并排在一起，方向一致，从逆流方向挡住水流，截断鱼群的去路，这使得整个共同体的每个成员都有更多的机会可以抓到鱼。这并不代表它们彼此有多友好，大家只是有共同的利益目标而已。类似的合作在哺乳动物中也存在，如美洲的郊狼和美洲獾（*Taxidea taxus*）合作捕猎啮齿动物，前者在地面追捕逃出洞口的猎物，而后者则在地下捕捉洞穴中的猎物。但郊狼和美洲獾只是各自捕捉自己的猎物，并不会彼此分享战利品。



在非洲肯尼亚的马拉河，尼罗鳄攻击正在渡河的牛羚

尽管存在合作行为，雄鳄还是很有领地意识的，特别是在繁殖季节，尼罗鳄的雄鳄要划定自己的繁殖领地，并经常与周围的领主或者没有领地的雄鳄发生冲突，不时会有鳄受伤。争斗之前，雄鳄会将头露出水面，尾部也会露出，形成一种警告姿态，不同种类的鳄还会辅以不同的动作。接下来，如果入侵者不肯退走，就要进行仪式化或者

试探性的较量。当然，也有真大打出手的。不过真要打起来，对两条鳄来说都不是好事，毕竟潜在的竞争对手可不止对方。



鳄在战斗前表现出来的警告性姿态
图片来源：冉浩绘

雌鳄达到一定的年龄后就具备了繁殖能力，如尼罗鳄一般要到12~15岁，体长达到2.6米左右。雌鳄可以在雄鳄的领地间自由穿梭，当然，领地的主人也不会放过表白的机会。求偶的时间范围非常宽松，也许是几分钟，也许是一小时，不同的种类有不同的流程要走。比较典型的过程分成三个部分，第一部分是吸引和表白的信号，第二部分是彼此接近，第三部分则是交配前行为，还有紧随其后的交配行为。例如对于密河鳄（*Alligator mississippiensis*），第一部分表现为抖动身体发声（bellowing）和头部击水（headslapping），其有效求偶距离可以达到50~75米。

当然，还有一些雄鳄非常不守规矩，直接冲过去进行暴力胁迫。甚至曾有报道说，在澳大利亚，一条湾鳄认错了求爱对象，冲过去弄沉了一架小型水上飞机。

合作的掠食者

接下来就让我们说说恐龙和鸟类，它们是更进步的动物类群。通常，鸟类会被单独拿出来归为一个动物类群，但实际上，它们和恐龙是一脉相承的，是活着的恐龙。已经有迹象显示，恐龙具有更高明的群体掠食策略。

关于这一点，我们要回到恐龙的足迹化石上来，就像雪地里北美野牛的脚印一样，它们能够还原出当年的一部分场景。我有一位很要好的朋友——邢立达，他目前在大学教书，成果颇丰，据称以一己之力提升了整个学校的世界排名。当然，这是玩笑话，也有点儿夸张。但是他确实取得了很多不错的成果。我们在古生物领域有合作研究，我曾经写了一本《非主流恐龙记》来讲述我们之间的故事。

立达在山东诸城皇华镇的皇龙沟发现了一个有趣的例子。这是一个相当大规模的恐龙足迹化石点，单是表层暴露的恐龙足迹就有2 200多个，后来又清理出来了2 000多个。所以，这是一个规模相当巨大的足迹群了。

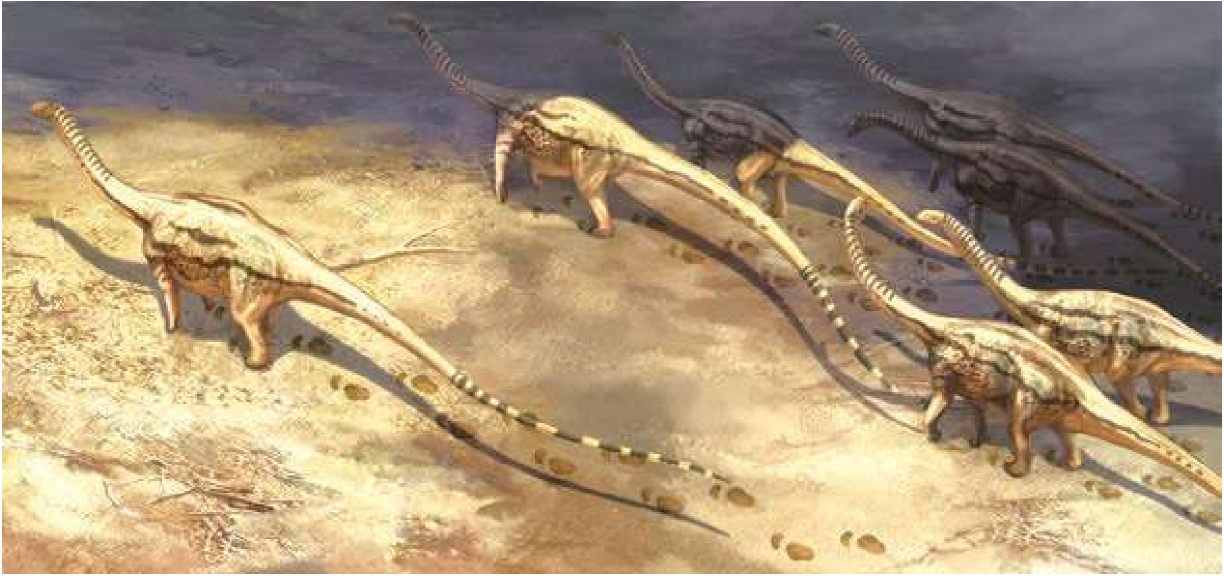
这么多足迹自然就有故事了。

经过勘察，这些足迹可能至少分两个时期形成，第一个时期是大型蜥脚类恐龙群体迁徙时。第二个时期就是大量的鸟脚类和兽脚类恐龙在水源地附近活动时，这些足迹压在了蜥脚类恐龙足迹的上面。而故事就发生在后面的这次造迹活动中。



皇龙沟足迹点发掘现场。图中清晰可见的那些“坑”是大型蜥脚类恐龙的足迹，它们的足迹真是挺大的

图片来源：邢立达供图



皇龙沟上层足迹复原图
图片来源：张宗达绘，邢立达供图



皇龙沟足迹，大型食肉恐龙围捕小型恐龙的复原图
图片来源：张宗达绘，邢立达供图

在这次造迹活动留下的足迹里，有大量较小型的兽脚类恐龙的足迹，这些足迹密集而散乱，似乎群体正在遭遇什么事情。而在这些较小型足迹群的外围，我们看到了较大型兽脚类恐龙的行迹。这些行迹似乎将较小型足迹截断，或者说分割包围。

在这种情况下，我们更倾向于用较大型的食肉恐龙对猎物的合作围剿来解释这个足迹蕴含的故事。它们也许是慢慢靠近、围拢那些较小型的恐龙，冲入它们的群体中，打乱它们的阵形，然后大快朵颐。

如果事实如我们所想，那这会是一个群体合作围捕另一个群体的例子。事实上，只有群体才能对群体造成最大的破坏效果。这样的例子在海洋中也有。

我们在之前已经提过，大洋中的金枪鱼是海洋中的掠食者。它们成群活动，非常善于冲散饵料鱼群的阵型，然后在混乱中攫取好处。

当然，大自然绝不会如此简单。金枪鱼群不时被发现和其他物种存在联系，甚至会和其他动物群体一同出现，包括海鸟、鲨鱼和海豚等。如在马尔代夫群岛，黄鳍金枪鱼经常被观察到和点斑原海豚（*Stenella attenuata*）一同出现，这甚至被当地的渔民作为寻找金枪鱼群的依据之一。

原木或其他漂浮物看起来也是形成这种关系的聚集地，原木会引来各种鱼、饵料或者天敌，当然还有金枪鱼。有一些人就利用这个特点来捕捉金枪鱼。鲨鱼同样会因漂浮的原木而相遇，比如灰珊瑚鲨。鲨鱼会跟随金枪鱼的捕食团队冲击猎物或饵料鱼群，捡点儿剩饭吃。当然，如果有机会，鲨鱼也会露出獠牙，作为掠食者出现。而这些追随现象会随着金枪鱼群里个体的成长和游泳速度的增加而减少，直到鲨鱼挥着白手绢道别："亲！你们游得太快了！我追不上了……"

海鸟和海豚也差不多是同样的情况，它们在没有金枪鱼的情况下能够独立捕食，与金枪鱼一同出现的时候也没有表现出和金枪鱼群的互动。所以，所谓的合作其实多半就是大家一起来把局面搞乱，然后各路英雄一起浑水摸鱼。它们之所以能够协作出手，一是因为活动的海域相同，二是因为捕食的食物资源有重叠。于是，一旦有猎物，大家就都凑到一起来"分赃"了。

恐龙的后裔——鸟类——合作捕猎的水平有了显著提高，虽然合作捕猎在鸟类中并不多见，但确实存在。特别是在繁殖季节，配对的金雕等猛禽就会合作。不过，这里最值得一提的是栗翅鹰（*Parabuteo unicinctus*），它们在非繁殖季节也会合作。

栗翅鹰是中型猛禽，全身棕色，翅膀上带着一点儿栗色，主要生活于美洲地区有植被的开阔地带，如半干旱的荒漠、灌丛带、草原、开阔林地，甚至是有树木的农田区。栗翅鹰的食谱相当广泛，包括兔类、小型哺乳动物、鸟类、蜥蜴和昆虫。自1988年开始，栗翅鹰的合作捕猎行为开始被关注。

根据观察，栗翅鹰的捕猎活动从黎明开始。它们离开晚间的住所，径直飞上自己领地中显眼的树木或电线杆。当发现其他栗翅鹰以后，所有的栗翅鹰会聚集到一起。一旦完成汇合，这些栗翅鹰又马上会分成小群，以1~3只为一群，开始进行短距离的飞行，通常飞行100~300米后会停在高处，然后再起飞。它们在领地范围内连续进行着这种看起来有点儿像蛙跳的飞行，偶尔会重新聚拢到一起，然后再分开。这应该是它们在联合巡视领地，同时寻找猎物。这样的搜索行动一直持续到猎物警觉或者不再活动为止。有时，它们也会从中午开始这种搜寻活动，通常会持续到傍晚。

一旦发现猎物，它们通常会迅速完成猎杀，但有的时候也需要几只鹰来合作完成几次俯冲才能得手。比如，当兔子找到了掩体，鹰就有可能采取合作的伏击策略。鹰会从各个方位将猎物消失的地点包围，然后一两只鹰会试图进入掩体。一旦兔子受到惊扰逃了出来，外围伏击的鹰会立即扑上去，杀死猎物。当然，之后它们会分享猎物。这种捕猎模式似乎非常常见。



停歇在电线杆上的栗翅鹰

另一种不太常见的方式是接力攻击，在这个过程中，领衔的角色在群体成员中不断进行交接。当领衔者发动攻击却没有命中后，它的领衔角色立即被其他成员接替。由于这样快速的角色切换，这个捕猎团队可以在短短800米的距离内发动超过20次攻击，其对猎物的威胁性不言而喻。

通过团队合作，栗翅鹰获得了比单独行动更大的成功率，也使它们能够在资源贫瘠的环境中一直繁衍下去。

简单合作与群捕

在电影《侏罗纪公园》中，食肉恐龙的合作捕猎被推到了更高的水平，它们能够围攻比自己体形更大、单独行动时无法杀死的猎物。这与前面介绍的合作捕猎又不相同，不管是山东的足迹化石，还是金枪鱼或者栗翅鹰，每个个体都有足够的实力单枪匹马杀死猎物，而群捕（pack hunting）不是这样。群捕是合作捕猎的最高水平，群体成员密切合作，可以捕猎到单个个体无法杀死的猎物。比如，狼群可以猎

杀体形巨大的野牛，但如果只有一匹狼，则可能反过来会被愤怒的野牛驱赶。

恐龙群捕的说法可以追溯到古生物学家约翰·奥斯特伦姆（John Ostrom）。他在1969年为著名的恐爪龙（*Deinonychus*）命名，其中的代表是平衡恐爪龙（*Deinonychus antirrhopus*）。这种恐龙的后足上拥有锋利而显眼的大爪子，可以作为猎杀利器，它们的体长大约3.4米，生活在距今1.08亿~1.15亿年前的早白垩世，并且被认为是机敏灵活的掠食者。而这个家伙后来就被《侏罗纪公园》的编剧和导演看中，成了电影里面迅猛龙的原型。不过，剧组犯了一个错误，将这种恐龙和略小的伶盗龙弄混了。

恐爪龙类恐龙很爱惜自己的大爪子，它们在行走的时候会把一根脚趾翘起来，所以会形成很独特的两趾行迹，我们多次遇到过这样的行迹。不过立达还是在其中找到了三趾的爪印，这说明它们在路面不好走的时候也会放下爪子，以便抓牢地面。

奥斯特伦姆显然对他命名的这类恐龙非常自豪，他认为恐爪龙要比其他掠食性的恐龙更社会化。1990年，他还表示，这种恐龙也许会像狼或者鬣狗一样存在着合作行为。而支持他观点的证据，就是恐爪龙最初被发现时的埋藏状态，现在在耶鲁大学皮巴蒂自然历史博物馆仍然原样保存着当时的埋藏状态：四具恐爪龙化石和一具单独的、体形较大的食草性恐龙泰南吐龙（*Tenontosaurus*）化石埋藏在一起。也许这代表了当时四头恐爪龙合作杀死了这头7.5米的大家伙？

于是，人们想象了这样的场景，一伙饥饿难耐的恐爪龙躲在布满岩石或林木的葱郁地段，等待着恰到好处的时机。随后，这头庞大笨重的泰南吐龙出现了，恐爪龙们一齐冲出，将猎物团团围住。紧接着，猎手们从不同角度发动攻击，将脚上锋利的趾甲刺向那个倒霉的家伙。死神很快降临，甚至猎物还在痛苦地扭动和垂死挣扎时，恐爪龙们就开始大饱口福了……

很快，这种围杀大型猎物的行为猜想被推广到了其他掠食恐龙身上，特别是那些看起来和恐爪龙形态很相似的肉食恐龙身上。

但是，还是有科学家提出了质疑。布赖恩·罗池（Brian T. Roach）和他的合作伙伴丹尼尔·布瑞克曼（Daniel L. Brinkman）就是其中的代表。

这两个人觉得事情有点儿不太对。虽然群捕可以猎杀到比自己体形大的食物，让每个家伙都吃得饱饱的，但是这种围杀体形很大的动物的情况只发生在哺乳动物中，在和恐龙亲缘关系很近的鸟类中从未发现过。而在鸟类以及爬行动物中，往往是一个猎手单独捕杀了猎物，然后大家一起赶过来分享，比如科莫多巨蜥。即使有多达6只栗翅鹰进行合作围猎，围堵小型猎物，最后也仍由一个猎手在最适合的时机给予致命的一击。因此，在鸟类中猎手数量的增加，只是增大了捕食成功的概率，并没有提高猎物的体积。和鸟类接近的恐龙掠食者真的会围杀比单个猎手所能捕获的更大的猎物吗？其实，食肉恐龙进攻大型食草恐龙也未必一定需要杀死对方，只撕咬下一块肉来就可以果腹吧？

罗池等人决定亲自去看一看那个化石埋藏的场景，结果他们并没有看到埋藏在一起的恐龙化石表现出任何围猎的姿态，它们只是躺在一起罢了。但埋藏在一起并不代表一定是这四个家伙杀死了猎物，相反，完全可以用鸟类和爬行类的行为来解释。于是，一个新的场景版本出现了：

> 一只泰南吐龙因为某些原因变成了尸体，也许一只恐爪龙幸运地打败了它，也许是别的原因，总之它死了。附近的恐爪龙闻见腥味，赶来分食。这个时候，恐爪龙通过彼此争斗来决定各自的食物分配，那些不够强壮的成年或幼年个体会被驱赶，甚至被杀死，一同吃掉。而四只恐爪龙恰好都是未成年，它们很可能不是猎手，而是在赶来进食时被同类一并杀死的。若真是如此，这与真正的群捕

就差得远了，这个景象可能更接近科莫多巨蜥或者秃鹫进食的样子。

在陆地上，哺乳动物和某些昆虫才是群捕的大师。前文提到的狼群捕食北美野牛，以及后面要重点介绍的非洲狮、非洲野犬等都是典型的例子。蚂蚁也精于此道——这是我最感兴趣的动物类群，在后面的章节，我将专门为您介绍这个神奇的类群。在此之前，我们先来预热一下，说说安氏阿兹特克蚁（*Azteca andreae*）。阿兹特克是诞生于美洲的一个印第安文明，被生物学家用来给这群美洲雨林地区的蚂蚁命名。这种蚂蚁有一种绝妙的捕食者策略——安氏阿兹特克蚁的工蚁隐藏在植物叶子的背面，并排着靠近叶子的边缘。从上往下看，你很难注意到这些蚂蚁，看起来就是普通的叶子。这对于空中的飞虫来说，真是个大杀招。一旦有飞虫落上去，特别是落在靠近叶子边缘的地方，那些埋伏在叶子背面的蚂蚁就会冲上去，在很短的时间内拖住昆虫。接下来会出现更多的蚂蚁。这些蚂蚁的力气很大，它们甚至能捕获到对它们来说堪称庞然大物的蛾子。如果把它们放大到人类的尺寸，这比远古猎人围捕大象的场面要宏大得多。



雄性绿孔雀开屏，这是很强烈的感情示意